



## 综述 Reviews

## 高等植物糖信号转导研究进展

麦翠珊<sup>1,3</sup>, 李方剑<sup>1,2</sup>, 邓雅茹<sup>1,3</sup>, 李铁梅<sup>4</sup>, 王金祥<sup>1,2,3,\*</sup><sup>1</sup>华南农业大学根系生物研究中心, 广州510642<sup>2</sup>广东省农业农村污染治理与环境安全重点实验室, 广州510642<sup>3</sup>华南农业大学资源环境学院, 广州510642<sup>4</sup>华南农业大学图书馆, 广州510642

\*通信作者(jinxwang@scau.edu.cn)

**摘要:** 糖对于植物生长发育十分重要, 既是能量代谢物质, 又是信号分子。糖通过复杂的网络通路调节植物开花、衰老、胚胎形成、种子萌发、花粉萌发、根系发育、分枝分蘖以及逆境耐受。近年来, 通过正向和反向遗传学研究手段, 一些植物糖感受器以及下游信号转导成员被鉴定, 高等植物糖信号转导通路被揭示。本文综述了近年来高等植物糖的合成与代谢、糖的生理功能、糖信号转导, 以及糖信号和脱落酸、乙烯、生长素、赤霉素、油菜素内酯等植物激素信号之间的相互作用等的研究进展, 并对今后的研究进行了展望。

**关键词:** 糖; 信号转导; 合成与代谢; 生理功能; 植物激素

## Recent advances in sugar signal transduction in higher plants

MAI Cuishan<sup>1,3</sup>, LI Fangjian<sup>1,2</sup>, DENG Yaru<sup>1,3</sup>, LI Tiemei<sup>4</sup>, WANG Jinxiang<sup>1,2,3,\*</sup><sup>1</sup>Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China<sup>2</sup>Guangdong Provincial Key Laboratory of Agricultural & Rural Pollution Abatement and Environmental Safety, Guangzhou 510642, China<sup>3</sup>College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China<sup>4</sup>South China Agricultural University Library, Guangzhou 510642, China

\*Corresponding author (jinxwang@scau.edu.cn)

**Abstract:** Acting as energy source, metabolite, or signaling molecule, sugar is very important for plant growth and development. Sugar is involved in flowering, senescence, embryogenesis, seed germination, pollen germination, root development, branching and tillering, seedling development, and stress tolerance via complex networks. In recent years, some plant sugar sensors and downstream signaling players have been identified, and the sugar signal transduction pathways in plants have been revealed through forward and reverse genetics approaches. In this paper, recent advances in the synthesis and metabolism of sugar, the physiological function of sugar, sugar signal transduction, and the crosstalks between sugar and phytohormones such as abscisic acid, ethylene, auxin, gibberellin, brassinosteroids and other hormone signals in higher plants are reviewed, and future research is prospected.

**Key words:** sugar; signal transduction; synthesis and metabolism; physiological function; phytohormone

收稿 2022-11-20 修定 2023-03-17

资助 广东省自然科学基金(2017A030313102)和广东省科技计划项目(项目编号2021B1212040008, 课题编号20210501)。

## 1 前言

糖(sugar)是植物生长发育、物质代谢所需的重要物质之一。植物复杂的糖代谢和糖信号转导网络整合内部和外部因子来维持生长发育;糖信号与植物光信号、养分信号、激素信号交汇,形成复杂的调控网络。

通过筛选模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)糖相关突变体,很多糖感知和信号转导相关的突变体被鉴定,包括葡萄糖(glucose, Glc)、蔗糖(sucrose, Suc)、果糖(fructose, Fru)等相关的感受器;深入的遗传、生化和生理分析揭示了糖信号转导的机制,以及糖信号与植物激素之间的相互作用。本文综述了近年来这些领域的研究进展。

## 2 植物中糖的合成与代谢

如图1所示,植物通过光合作用生成糖类最初产物磷酸丙糖(triose phosphates, TP)。在TP转运蛋白的作用下,TP被运输到各个场所,经过各种反应

生成各种糖及糖类衍生物。TP可以转化成为葡萄糖-6-磷酸(glucose-6-phosphate, G6P)或葡萄糖-1-磷酸(glucose-1-phosphate, G1P),并进一步形成淀粉储存在叶绿体,也可以在细胞质中合成Suc并进行长距离运输;G6P与尿苷二磷酸葡萄糖(UDP glucose, UDPG)在海藻糖缩合酶作用下脱磷酸形成海藻糖(trehalose, Tre)。叶绿体中积累的淀粉在黑暗条件下会降解为麦芽糖(maltose, Malt)和Glc,经过多种反应再次形成G1P和G6P,从而参与Suc合成或其他代谢途径(Fettke和Ferne 2015)。Suc通过韧皮部从源器官输送到其他的库器官和组织,如根、幼叶、花、果实中。Suc从韧皮部卸载进入细胞后,被细胞壁、细胞质和液泡中的酶分解成Glc、Fru和UDPG等。Glc通过参与合成和分解代谢过程,影响植物生长发育。

## 3 糖的生理功能

植物体含有多种糖类,如Suc、Glc、Fru、Tre。糖从“源”组织转运到“库”组织或器官,用于非光

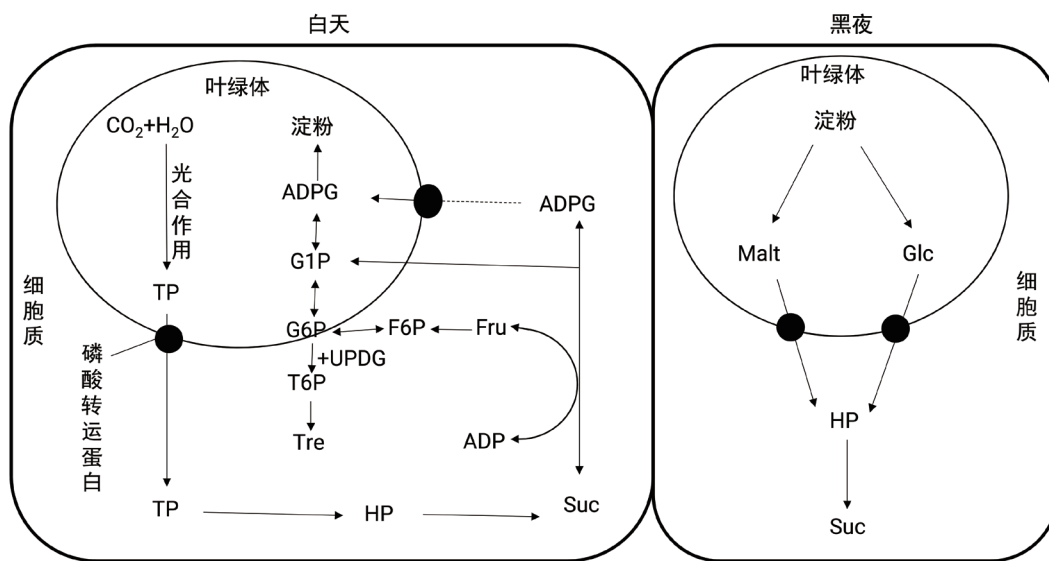


图1 植物糖类物质合成示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the synthesis of carbohydrates in plants

Suc: sucrose, 蔗糖; Glc: glucose, 葡萄糖; Fru: fructose, 果糖; Tre: trehalose, 海藻糖, ADP: adenosine diphosphate, 二磷酸腺苷; ADPG: adenosine diphosphate glucose, 二磷酸腺苷葡萄糖; G6P: glucose-6-phosphate, 葡萄糖-6-磷酸; G1P: glucose-1-phosphate, 葡萄糖-1-磷酸; HP: hexose phosphates, 己糖磷酸; Malt: maltose, 麦芽糖; TP: triose phosphates, 磷酸丙糖; T6P: trehalose-6-phosphate, 海藻糖-6-磷酸; UDP-glucose: uridine diphosphate glucose, 尿苷二磷酸葡萄糖。→: 合成; ●: 转运蛋白。

合异养组织的生长发育,使植物适应多变的环境(Valifard等2021)。

糖调节植物体内的渗透势,维持细胞渗透压,为果实细胞膨大提供动力。糖在果实成熟过程中增加果实甜味,参与维生素、芳香物质、风味物质和色素等物质合成。

植物从营养生长转变到生殖生长的过程中, Suc

会从叶片进入茎的顶端分生组织,促进开花。*miR-156*的表达会在转录或转录后水平受到高浓度糖信号的抑制,导致转录因子SPL (*squamosa promoter binding protein-like*)积累或者促进植物体内积累海藻糖-6-磷酸(T6P)。而T6P抑制*miR156*表达, *SPL*是*miR156*靶基因, *SPL*是促进拟南芥从营养生长向生殖生长转换的重要转录因子,因此T6P促进植

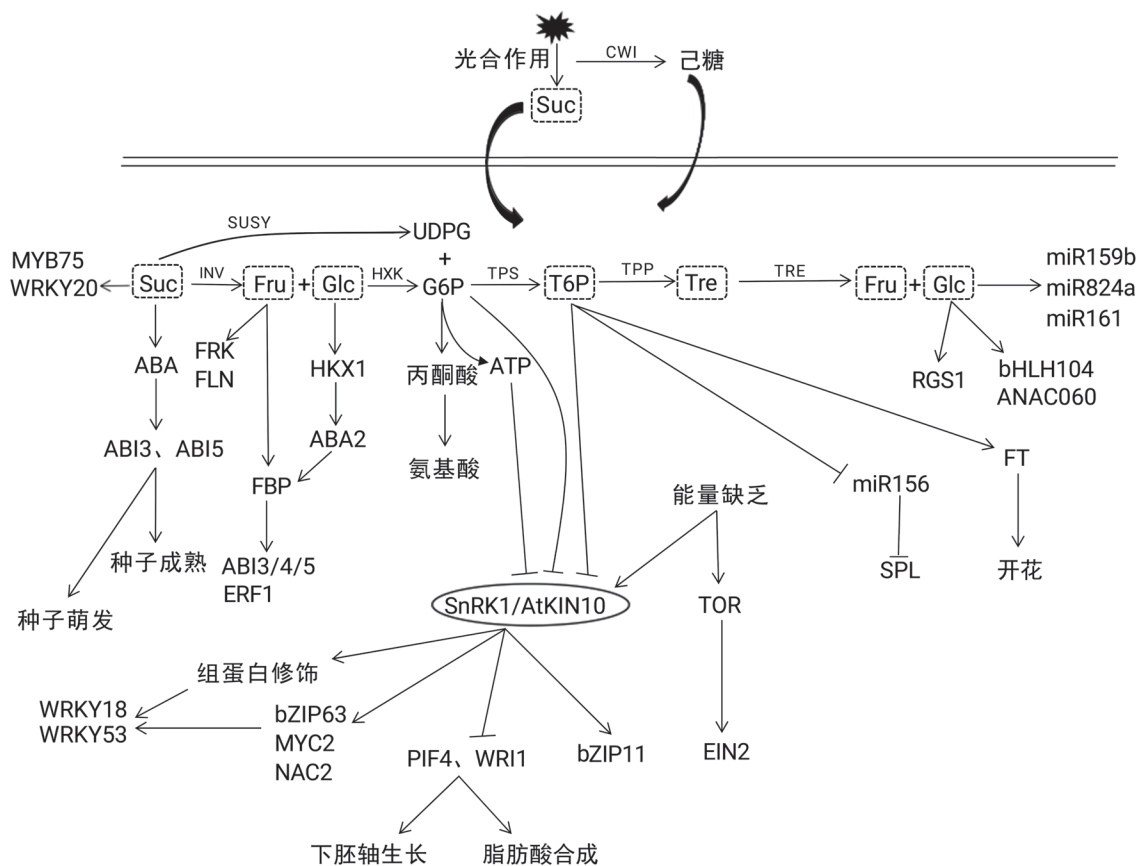


图2 糖相关信号转导通路

Fig. 2 Sugar-related signal transduction pathways

蔗糖(Suc)和海藻糖(Tre)为二糖,葡萄糖(Glc)和果糖(Fru)为单糖。HXK1、RGS1为Glc感受器(sensor), FRK、FLN和FBP为果糖感受器, SnRK1/KIN10和TOR为能量感受器。bZIP: basic region-leucine zipper transcription factor, 碱性区-亮氨酸拉链转录因子; CWI: cell wall invertase, 细胞壁蔗糖酶; Fru: fructose, 果糖; FLN: fructokinase-like, 类果糖激酶; FRK: fructokinase, 果糖激酶; FBP: fructose phosphatase, 果糖磷酸酶; Glc: glucose, 葡萄糖; G6P: glucose-6-phosphate, 葡萄糖-6-磷酸; HXK: hexokinase, 己糖激酶; IAA: 3-indoleacetic acid, 吲哚乙酸; INV: invertase, 蔗糖酶; KIN: SNF1-related protein kinase, SNF1相关蛋白激酶; Me: methylation, 甲基化; RGS: regulator of G protein signaling, G蛋白信号调节器; SL: strigolactone, 独脚金内酯; Suc: sucrose, 蔗糖; SnRK: sucrose non-fermenting1-related protein kinase, 糖非酵解蛋白激酶; SUSY: sucrose synthase, 蔗糖合成酶; TOR: target of Rapamycin kinase, 雷帕霉素靶蛋白; T6P: trehalose-6-phosphate, 海藻糖-6-磷酸; TPP: trehalose phosphate phosphatase, 磷酸海藻糖磷酸酶; TPS: trehalose phosphate synthase, 海藻糖磷酸合酶; Tre: trehalose, 海藻糖; UDP-Glc: UDP glucose, 尿苷二磷酸葡萄糖。→: 促进作用; ⊥: 抑制作用。

物从营养生长向生殖生长转换。此外, T6P通过转录因子FT调控开花和花序的发育(图2; Mishra等2022)。

糖调控根的发育。Glc信号激活参与细胞周期过程中S期(DNA合成期)相关基因的表达, 促进根尖分生组织(root apical meristem, RAM)发育。低浓度的糖促进侧根形成, 但在高碳氮比和高碳磷比情况下抑制侧根形成; *WOX7*作用于葡萄糖感受器HKK1的下游, *wox7*突变体侧根原基数目减少, 而糖能增强转录因子*WOX7*的表达, 抑制细胞周期基因*CYCD6;1*表达, 从而促进侧根发育(Kong等2016)。

糖调控植物对逆境的耐受能力。导致水稻(*Oryza sativa*)白叶枯病的黄单胞菌通过植物SWEET来获得糖, 黄单胞菌释放的转录激活因子影响*SWEET*基因家族的表达。木霉菌挥发物影响蔗糖磷酸合成酶编码基因*AtSPS1F*、*AtSPS2F*和*AtSPS3F*, 以及*AtSUC2*和*SWEET*转运蛋白基因的表达, 从而促进植物生长(Esparza-Reynoso等2021)。

糖参与花青素和淀粉合成及储存等过程。Suc阻断赤霉素(gibberellin, GA)介导的DELLA蛋白降解, 抑制植物生长, 激活*AtMYB75*的表达与花青素的生物合成(Li等2014)。7个OsSWEET成员(OsSWEET1a、1b、4、6a、7c、11、14)在种子的糖运输与糖转化成淀粉过程中发挥重要作用, OsSWEET4、OsSWEET11与颖果发育相关, OsSWEET11影响糖-淀粉代谢过程从而参与种子发育(Li等2022)。

## 4 糖的转运

植物存在3种类型的糖转运子, 即MST (mono-saccharide transporter)、SUT (sucrose transporter)或SUC (sucrose carrier), 以及SWEET (sugars will eventually be exported transporter, SWEET; Pommerrenig等2018)。

MST包括STP、TST (tonoplast sugar transporter, TST)和VGT (vacuolar glucose transporter)等。Glc可以通过STP的转运进入叶、根、花粉、花、种子等器官(Geiger 2020)。拟南芥基因组有14个STP基因, 其中AtSPT9是Glc专一的转运子; 而AtSTP1除了转运Glc, 也可以转运半乳糖、麦芽糖和木糖;

AtSTP6和AtSTP13则主要转运Fru (Geiger 2020)。

蔗糖主要通过蔗糖转运子SUT、SUC与SWEET转运。蔗糖在韧皮部的长距离运输主要通过Suc/H<sup>+</sup>共转运子, 即SUT或SUC。*AtSUC2*、*AtSUC3*和*AtSUC4*在韧皮部表达, 且*AtSUC2*与叶片蔗糖向叶维管组织转运有关, *AtSUC2*负责将蔗糖从质外体转运进入筛管分子-伴胞复合体; 质子共转运子*AtSUC4*位于伴胞、保卫细胞和木质部薄壁细胞的液泡膜, 将蔗糖从液泡向外运输(Xu等2020)。水稻中, OsSUT5和OsSUT1均与蔗糖有高亲和力, OsSUT1负责韧皮部蔗糖装载, OsSUT5主要在营养器官维管组织中发挥作用(Wu等2018)。

大多数SWEET底物专一性不强, 可以转运Glc、Fru和Suc, 但SWEET17是一个Fru专一转运子。*SWEET17*主要在根维管组织和根尖分生组织细胞中表达, SWEET11、SWEET12与叶片向叶维管组织转运蔗糖有关(Xu等2020), 负责将蔗糖从韧皮部薄壁细胞转运进入质外体(Chen等2016)。

## 5 植物中糖信号转导

如图2所示, 植物体内的糖信号转导机制非常复杂。不同类型的糖信号被不同的感受器(sensor)识别而触发信号转导(表1), 而糖衍生物和代谢产物间接传递糖信号。植物存在己糖激酶信号系统、依赖己糖但不依赖己糖激酶的糖信号系统、蔗糖信号系统、果糖信号系统和海藻糖信号系统等。参与糖信号转导的基因有的直接响应糖信号, 有的受糖相关转录因子的调控(表2)。

### 5.1 蔗糖信号转导

蔗糖通过转录因子调节基因表达。蔗糖诱导*AtWRKY20*的表达, 并直接调控*ApL3*。*ApL3*编码ADP-葡萄糖焦磷酸酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase), 因此, 在甘薯(*Dioscorea esculenta*)中异源表达*AtWRKY20*可以激活编码AGPase小亚基的*AGP1*基因表达(Zheng等2015)。在大麦(*Hordeum vulgare*)中, 胚乳特异的WRKY转录因子*IBA2* (sugar signaling in barley 2)在蔗糖处理的叶片中被异位诱导表达, 蔗糖通过WRKY蛋白促进淀粉合成(He等2021)。

蔗糖在转录后水平参与糖信号转导。*AtbZIP11*

表1 常见的糖感受蛋白  
Table 1 Common sugar sensor proteins

| 名称        | 说明              | 参考文献          |
|-----------|-----------------|---------------|
| ATX5      | 具有HMT活性的激活子     | Liu等2018      |
| DELLA     | GRAS家族转录因子家族蛋白  | Li等2014       |
| FBP/FINS1 | 果糖-6-焦磷酸酶       | Cho和Yoo 2011  |
| FRK       | 果糖激酶            | Li等2014       |
| HAC1      | 组蛋白乙酰基转移酶       | Chen等2021     |
| HAD6/19   | 组蛋白脱乙酰酶6/19     | Chen等2021     |
| HXK       | 己糖激酶            | Fukumoto等2013 |
| RGS       | G蛋白偶联受体/GTP酶激活剂 | Urano等2012    |
| SDG8      | SET结构域8         | Li等2015       |
| SNRK      | 蔗糖非酵解蛋白激酶       | Jamsheer等2019 |
| TOR       | 雷帕霉素靶蛋白         | Yuan等2020     |

的5'非翻译区(5' untranslated region, 5' UTR)存在感受蔗糖的元件(Wiese等2004); 其5' UTR共存在4个上游开放阅读框(upstream open reading frames, uORF), 其中第2个uORF受蔗糖影响, 延迟*AtbZIP11*的mRNA与核糖体结合, 从而抑制*AtbZIP11*的翻译(Rahmani等2009)。此外, 蔗糖饥饿可以减少拟南芥培养细胞中大多数mRNA的翻译。例如蔗糖饥饿在翻译水平抑制组蛋白去乙酰化酶(*AtHD1*)的活性, 从而抑制组蛋白H3和H4的乙酰化, 影响植物发育(Nicolai等2006)。

蔗糖还通过氧化还原依赖的翻译后调控机制影响AGPase。蔗糖通过将AGPase催化亚基的二聚体转化为单体来诱导AGPase活性, 虽然与Glc诱导的反应相同, 但蔗糖依赖的调节途径与己糖依赖的调节途径不同(Azoulay-Shemer等2018)。蔗糖还抑制液泡蔗糖转运体*AtSUT4*和细胞色素蛋白*AtCyb5*之间的互作。蔗糖处理会抑制种子的萌发, 但在*atsut4*和*atcyb5*突变体中, 蔗糖的抑制作用得到缓解。而这种作用不受葡萄糖的影响, 表明蔗糖通过干扰*AtSUT4*和*AtCyb5*之间的蛋白互作来抑制种子的萌发(Li等2012)。蔗糖抑制GA介导的DELLA蛋白降解, 从而抑制植物生长, 进而激活*AtMYB75*的表达, 诱导*DFR* (dihydroflavonol 4-eductase)和*CHS* (chalcone synthase)等花青素合成基因表达(Li等2014), 这可能是由于蔗糖和GA竞争与GID (glucose-induced degradation)受体结合。

5.2 葡萄糖信号转导

虽然蔗糖是植物体内同化物运输的主要形式, 但葡萄糖才是主要且保守的糖信号分子。*HXK1*、*RGS1*、*SNRK1*和*TOR*等已被证明为模式植物拟南芥中参与葡萄糖信号转导的因子, 它们调控上千个参与信号转导、合成与分解代谢、生物与非生物胁迫响应基因的表达(Xiong等2013)。

Glc信号转导相关转录因子。bHLH104能够激活*AtPGR* (plasma membrane Glc-responsive regulator) 转录, 参与植物对Glc和脱落酸(abscisic acid, ABA)的响应(Min等2019)。EIN3直接结合在*PAP1* (production of anthocyanin pigment 1)和*PIP5K9* (phosphatidylinositol monophosphate 5-kinase 9)的启动子上, 抑制*PAP1*并促进*PIP5K9*的表达; 而*PAP1*直接结合*CINV1* (cytosolic invertase 1)启动子, 促进*CINV1*表达; *PIP5K9*与*CINV1*互作并负调控*CINV1*, 从而促进蔗糖水解为Glc和Fru, 而Glc通过*HXK1*负调控EIN3的稳定性。这两个途径均通过调控*CINV1*影响植物根生长(Meng等2020)。

除了转录因子, 还存在相关蛋白参与Glc信号转导。*HXK1*被认为是细胞间葡萄糖感受器, 其S177A的突变导致磷酸化Glc功能丧失, 但仍然具有葡萄糖感受器功能, 能与*HXK1*导致同样的构像变化(Fukumoto等2013)。高浓度Glc的条件下, *TOR*通过磷酸化EIN2 (ethylene insensitive 2)或PIN2 (pin-formed 2)来调控细胞分裂、细胞伸长和细胞扩张

表2 转导糖信号的转录因子  
Table 2 Transcription factors for sugar signal transduction

| 名称       | 基因号       | 功能                                  | 参考文献            |
|----------|-----------|-------------------------------------|-----------------|
| ABF2     | AT1G45249 | 参与ABA、葡萄糖和盐信号转导                     | Des Marais等2015 |
| ABI3     | AT3G24650 | 与ABA信号有关                            | Feng等2014       |
| ABI4     | AT2G40220 | 与ABA信号有关                            | Liu等2018        |
| ABI5     | AT2G36270 | 与ABA信号有关                            | Yu等2020         |
| ABR1     | AT5G64750 | 参与ABA和糖信号转导, 响应渗透胁迫                 | Pandey等2005     |
| ANAC060  | AT3G44290 | 诱导ABI5转录, 响应糖和ABA信号                 | Yu等2020         |
| ANAC089  | AT5G22290 | 响应Fru                               | Li等2011         |
| ARF10    | AT2G28350 | 参与ABA和生长素信号转导, 调节根的发育               | Liu等2007        |
| ATAF2    | AT5G08790 | 响应糖信号和茉莉酸(JA)信号, 调节光形态建成和叶衰老        | Huh等2012        |
| AtbZIP1  | AT5G49450 | 参与糖信号转导, 响应渗透胁迫                     | Kang等2010       |
| AtbZIP3  | AT5G15830 | 影响叶片性状                              | Sanagi等2018     |
| AtbZIP9  | AT5G24800 | 响应糖信号                               | Pedrotti等2018   |
| AtbZIP11 | AT4G34590 | 受Suc调控, 参与Tre或次碳水化合物代谢, 参与糖和生长素信号转导 | Wiese等2004      |
| AtbZIP63 | AT5G28770 | 响应葡萄糖和ABA, 与生物钟、侧根形成有关              | Viana等2021      |
| AtEIN3   | AT3G20770 | 响应乙烯和糖信号                            | Yanagisawa等2003 |
| AtHB13   | AT1G69780 | 调节子叶与叶形态建成                          | Hanson等2001     |
| AtMYB75  | AT1G56650 | 响应糖、ABA、JA、乙烯、生长素, 调节花青素合成          | Li等2021         |
| AtSTKL1  | AT4G00238 | 调节葡萄糖响应                             | Chung等2016      |
| AtWRI1   | AT3G54320 | 响应糖信号, 调节油脂合成、种子发育                  | Zhai 等2018      |
| bHLH34   | AT3G23210 | 响应葡萄糖和ABA信号                         | Wu等2017         |
| bHLH104  | AT4G14410 | 响应糖信号, 调节铁稳态                        | Min等2019        |
| GATA21   | AT5G56860 | 响应GA和糖信号                            | Chiang等2012     |
| GGs1     | AT3G11280 | 响应Glc和GA信号                          | 邹明学等2012        |
| HIS2     | AT2G30470 | 参与糖和ABA信号转导                         | Chen等2021       |
| MYB56    | AT5G17800 | 与糖信号参与花青素积累有关, 调节主根细胞分裂             | Jeong等2018      |
| SHR      | AT4G37650 | 调控查尔酮合酶基因表达和根的发育                    | Cui等2012        |
| WOX5     | AT3G11260 | 调控主根发育                              | Ramon等2008      |
| WOX7     | AT5G05770 | 响应糖信号, 抑制侧根发育                       | Kong等2016       |
| WRKY18   | AT4G31800 | 参与乙酰化, 调节植物免疫反应                     | Chen等2021       |
| WRKY53   | AT4G23810 | 参与乙酰化, 调节植物免疫反应                     | Chen等2021       |

基因号均来自Phytozome的Araport 11数据库(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov>)。

(Yuan等2020)。胞外糖感受器RGS1被WNK8磷酸化, 导致RGS1胞吞(Urano等2012); 此外, *rsr1-1*突变体提早开花且对ABA的敏感性降低, 其己糖激酶依赖的信号转导和葡萄糖磷酸化不依赖的信号转导水平均下降(Funck等2012)。

Glc信号转导在表观遗传层面受到调控。*HAC1*编码组蛋白乙酰基转移酶, *hac1*突变体对高浓度Suc不敏感, *hac1*中*AtPV42a*和*AtPV42b*表达水平降低, 而*AtPV42a*和*AtPV42b*是SnRK1复合体组分。在

15 mmol·L<sup>-1</sup> Glc处理下, HAC1与WRKY18和WRKY-53互作, 导致*GPT2* (Glc-6-phosphate/phosphate translocator 2)、*CHS* (chalcone synthase)和*DFR* (dihydroflavonol 4-eductase)等糖诱导基因的H3K27ac水平增加(Chen等2021)。HAC1也与植物对Glc的转录水平响应必需的MED8/MED25互作调节开花(Guo等2021)。快速响应糖的转录因子WRKY53直接与HDA9互作, 形成WRKY53-HDA9复合体, 参与早期糖反应, 调控许多糖响应基因(de Rooij等2020)。

高浓度Glc降低拟南芥编码组蛋白甲基转移酶基因*ATX5*的活性,且去除HY1的H3K4me3导致*ABI4*的表达上调(Liu等2018)。

非编码RNA参与植物糖信号转导。影响miRNA合成的突变体,如*hyll-2*、*dcl1-11*和*ago1-25*,在早期发育阶段对Glc敏感性下降(Duarte等2013)。在*dcl1-9*突变体中,一些碳饥饿相关基因的表达发生改变,如衰老相关的*miR159B*、调节开花时间的*miR824A*和抗病相关的*miR161*的靶基因(Confraria等2013)。外源蔗糖处理增加miR755在拟南芥根中的丰度,通过调节半乳糖基转移酶基因(*GalT*)的表达改变主根长度和根毛长度(Gaddam等2021)。

### 5.3 果糖信号转导

果糖是植物体主要单糖之一,调节植物生长发育。FINS1 (fructose insensitive 1)/FBP (fructose-1,6-biphosphatase)、FRK (fructokinase)、FLN (fructokinase-like)可能是果糖感受器(图2)。FINS1在果糖信号转导方面的功能不依赖于其在糖代谢方面的催化功能。遗传分析证明,FINS1作用于ABA的下游,在*fins1*突变体中,*ABI3*、*ABI4*和*ABI5*的表达水平下降(Cho和Yoo 2011)。植物感受果糖不依赖于HXK1介导的葡萄糖感受体系,但ABA缺乏突变体和ABA/乙烯(ethylene, ETH)信号转导突变体表现出果糖敏感的相关表型。不同于Col-0和Ler的*ANAC089*基因,拟南芥‘Cvi’品种的*At5g22290*基因提前引入终止密码子,编码一个无膜定位结构的转录因子ANAC089;将‘Cvi’的*ANAC089*在Ler中超表达,可导致Ler对果糖不敏感(Li等2011)。

低浓度的果糖会抑制主根的生长,但会促进侧根生长。拟南芥通过多肽激素PSK- $\alpha$  (phytosulfolikine- $\alpha$ )和RGF7 (root meristem growth factor 7)参与Fru对生长素在根系中积累和分布的调控,且Fru处理下调光合作用、硫代葡萄糖苷生物合成和IAA生物合成等相关基因的表达,但上调分支氨基酸降解、Suc饥饿反应和黑暗反应相关基因的表达,从而抑制拟南芥的主根生长。Fru对主根生长产生抑制作用的临界浓度远低于Glc和Suc对主根生长起抑制作用时的浓度(Zhong等2020; Cho和Yoo 2011)。此外,依赖Fru促进侧根发生基因的表达水平随Fru浓度的增加而升高,如*ARF7* (auxin response factor

7)、*ARF19*、*LBD16* (lateral organ boundaries-domain 16)、*LBD18*、*LBD29*等。与Suc相比,Fru对侧根伸长的作用更大。AtSWEET17是AtSWEET家族中特异转运Fru的成员,且主要促进液泡膜转运Fru。在Fru处理条件下,突变体*atsweet7*的主根长度比野生型的短,过表达*AtSWEET17*会导致主根长显著增加,表明Fru对主根的抑制作用受*AtSWEET17*的影响;而且*AtSWEET17*在侧根发生的位置表达水平较高,这表明Fru与侧根的发生有关(Valifard等2021)。

果糖通过转化酶转化成其他类型的糖,调节植物体内糖类平衡,从而调节植物生长。细胞壁转化酶(CWI)通过改变Suc、Glc、Fru的物质的量浓度比例来协调细胞活动,参与调节植物生长、响应生物和非生物胁迫等过程,如防御相关基因表达、胼质体沉积、细胞死亡、减少光合作用、影响根系生长、盐胁迫下可溶性碳水化合物的积累等(Tauzin和Giardina 2014)。

### 5.4 海藻糖信号转导

海藻糖(Tre)是一种非还原性二糖,广泛存在于细菌、真菌和植物中。植物中Tre的含量一般很低,更多作为信号分子。海藻糖磷酸合成酶(trehalose phosphate synthase, TPS)、磷酸海藻糖磷酸酶(trehalose phosphate phosphatase, TPP)参与Tre的合成,而海藻糖酶(trehalase)将Tre分解为Glc (Fichtner等2021)。拟南芥基因组有11个*TPS*基因、10个*TPP*基因和1个海藻糖酶基因(Paul等2008)。拟南芥*TPS1*整合碳氮信号,调控NADPH的产生和硝酸还原酶的活性。值得注意的是,*TPS1*基因是胚胎发育所必需的,因*tps1*突变体是胚胎致死的;*TPS1*还调节花的发育,异源表达*TPS1*促进花序的分枝,外施T6P可以恢复*tps1*表型,但外施Tre不能(Paul等2008)。

T6P的合成反映了植物细胞内磷酸己糖(hexose phosphate)、UDPG和Suc的有效性,因此T6P可作为信号分子调节植物生长发育。T6P调节对蔗糖的利用,其含量又受蔗糖的影响;T6P激活淀粉合成关键酶AGPase而促进淀粉合成;此外,*ABI4*通过促进 $\beta$ 淀粉酶基因转录,加快Tre的分解(Paul等2008)。生化实验证明,是T6P而不是其他糖类抑制

拟南芥SnRK1 (AKIN10/AKIN11)激酶活性,高浓度蔗糖稳定转录因子WRI1促进脂肪酸的合成,T6P促进脂肪酸的合成(Zhai等2018)。

T6P调节热形态建成。*tps1-2*突变体在28°C条件下下胚轴长度比野生型的短;*PIF4*是促进下胚轴生长的转录因子,KIN10在高温下(28°C)磷酸化PIF4,促进PIF4降解;GRIK1 (geminivirus rep-interacting kinase1)磷酸化KIN10,增强KIN10的活性,而T6P通过GRIK1依赖的途径抑制KIN10的活性(Hwang等2019)。

Tre参与应答植物养分胁迫。喷施Tre可上调烟草叶片硝酸盐和氨同化,提高硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酰胺氧戊二酸转氨酶(GOGAT)的活性,对氮代谢起正向调控作用,一定程度上缓解烟草的氮素缺乏症状;而在氮素充足的条件下,施加Tre的影响很小(Lin等2017)。

外界非生物胁迫通过激活Tre相关合成基因产生抗逆性。水稻转录因子OsHHLH002/OsICE1在低温胁迫下被OsMAPK3磷酸化,导致磷酸化OsICE1的积累,而OsICE1可以直接促进编码海藻糖生物合成关键酶(OsTPP1)基因的表达,增加Tre含量,提高抗冷性(Zhang等2017)。

Tre通过参与其他糖信号转导调控植物抗逆性。AtTPPD属于拟南芥中TPP家族成员之一,是一种定位于叶绿体的酶。缺乏AtTPPD的植株对高盐胁迫反应敏感,而过量表达AtTPPD的植株会因为淀粉水平与可溶性糖积累的增加,对高盐胁迫表现出更强的耐受性,表明AtTPPD在盐胁迫条件下调节糖代谢(Krasensky等2014)。

## 6 糖信号与植物激素的相互作用

糖信号与植物生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、GA、ABA、ETH、油菜素内酯(brassinosteroid, BR)、独脚金内酯(strigolactone, SL)等主要植物激素之间存在相互作用。

### 6.1 糖信号与生长素

生长素含量会影响植物相关酶的活性,从而影响糖含量。对草莓(*Fragaria × ananassa*)进行生长素抑制剂处理会使草莓果实糖含量增加;而对草莓花托进行生长素极性运输抑制剂处理,导致花

托中感受生长素信号的可溶性蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)和酸性转化酶(acid invertase, AI)等主要酶活性发生改变。

糖影响植物生长素的含量。叶片光合作用的质量与效率会影响糖的生产水平,从而影响生长素的生物合成(Retzer和Weckwerth 2021)。葡萄糖影响生长素合成相关基因YUC (YUCCA, a flavin-containing monooxygenase)、生长素输出载体基因PIN1 (pin-formed 1)、生长素结合蛋白基因ABP1 (auxin binding 1)以及生长素受体基因TIR1的表达水平(Mishra等2022; 图3)。

糖和生长素在调控根系发育方面存在互作。蔗糖抑制*bZIP11*的表达,而*bZIP11*促进*IAA2/SHY2*的转录,调控根分生组织;高浓度的葡萄糖促进*ABI5*的表达,转录因子ABI5抑制PIN1在根尖的积累,降低生长素水平,从而减少根分生区的面积(Yuan等2014; Mishra等2022)。地上部产生的Glc与生长素信号共同激活TOR信号通路,导致分生组织中细胞增殖,进一步促进根毛的生长(Mishra等2022)。高浓度Suc条件下AtSUC4参与影响拟南芥主根的生长,而高浓度Suc会抑制主根的生长,且突变体*atsuc4*对高浓度Suc的敏感度下降,对主根的抑制作用减小。进一步分析发现,*atsuc4*所积累的ABA减少,而IAA增加,且许多参与糖转运和代谢以及ABA信号相关的基因表达水平下调,而许多IAA信号相关的基因表达水平上调(Liu等2022)。WOX7受蔗糖诱导表达,但受生长素抑制;WOX7通过直接抑制CYCD6;1表达而抑制侧根发育,因此糖对侧根发育的抑制作用在*wox7*突变体中减弱(Kong等2016)。此外,还有AXR2 (auxin response 2)、AXR3等基因也参与Glc诱导的根长、根毛伸长和侧根数变化等方面(Mishra等2022; 图3)。

### 6.2 糖信号与CTK

糖调控CTK合成和信号转导相关基因转录。如Glc上调IPT3 (isopentenyl transferase 3)、CKX4 (cytokinin oxidase 4)、HK4 (histidine Kinase 4)、ARR10 (*Arabidopsis* response regulator 10)、ARR6、ARR8、CRF1、CRF2、CRF3等基因转录;相反,Glc下调CKX5、AHK2、ARR1、ARR2和ARR11表达(Kushwah和Laxmi 2017)。

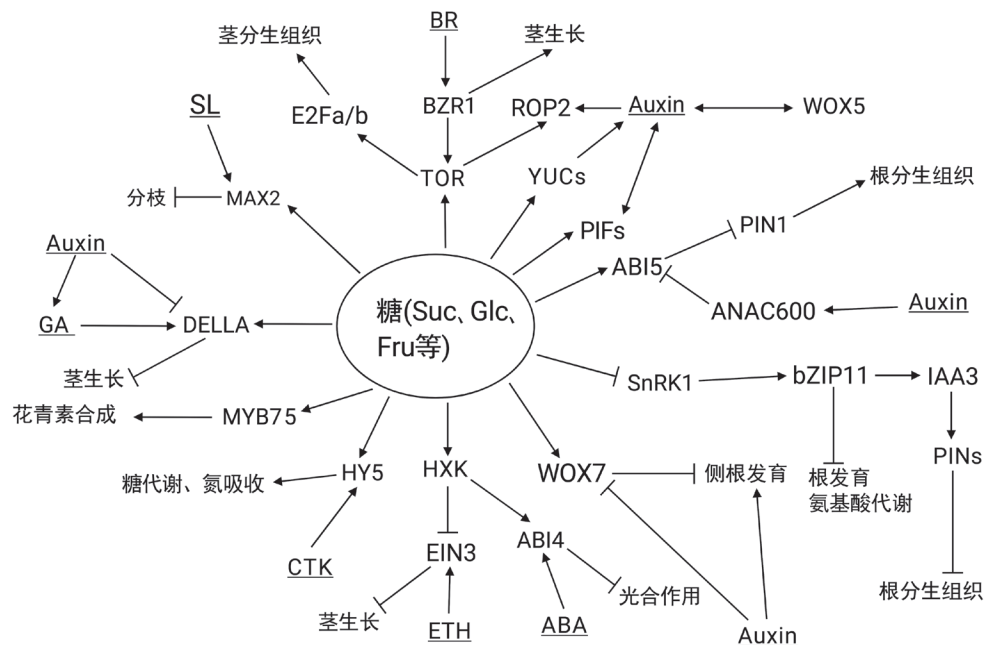


图3 糖和激素信号调节植物生长发育的信号网络

Fig. 3 Signal network between sugar and hormones regulating plant growth and development

ABI4/5: ABA insensitive 4/5, ABA不敏感4/5; ANAC60: *Arabidopsis* NAC domain containing protein 60, 含NAC结构域蛋白60; MYB75: 含MYB结构域蛋白75; bZIP11: basic region-leucine zipper transcription factor 11, 碱性区-亮氨酸拉链转录因子11; BZR1: brassinazole resistant, 油菜素内酯相关抗逆基因, 为转录调控因子; DELLA: 含DELLA结构域蛋白; EIN3: ethylene insensitive 3, 乙烯不敏感3; E2Fa/b: TOR激酶磷酸化的底物, 其激活细胞周期S期基因; HY5: elongated hypocotyl 5, 下胚轴伸长基因5; HXK: hexokinase, 己糖激酶; IAA3: 吲哚乙酸3; MAX2: more axillary growth 2, 为F-box蛋白, 参与合成独脚金内酯; SnRK1: 蔗糖非酵解型蛋白激酶1; PIFs: phytochrome interacting factors, 光敏色素相互作用因子; PIN: pin-formed, auxin输出载体; ROP: rho-of-plant, rho GTPase; TOR: target of rapamycin kinase, 雷帕霉素; SnRK1: 蔗糖非酵解型蛋白激酶1; WOX5/7: WUSCHEL-related homeobox 5/7; YUC: YUCCA, a flavin-containing monooxygenase, 含有黄素的单加氧酶; ABA: abscisic acid, 脱落酸; BR: brassinosteroid, 油菜素内酯; CTK: cytokinin, 细胞分裂素; ETH: ethylene, 乙烯; GA: gibberellin, 赤霉素; SL: strigolactone, 独脚金内酯。→: 促进作用; ⊣: 抑制作用。

CTK调控糖的合成。干旱诱导水稻剑叶己糖的积累, 细胞分裂素处理的植株在旗叶中则保持正常的己糖含量; Suc存在时, CTK处理减少了分蘖期蔗糖的积累, 但在灌浆期则相反。SUT1转运蛋白在两个生长阶段都受到干旱胁迫的诱导, 而SUT2转运蛋白在所有处理中的积累是相等的, CTK处理逆转干旱对SUT1积累的影响。同样, 干旱诱导SWEET5和SWEET13蛋白也被CTK抑制(Gujjar等2021)。

CTK与糖共同调控一些基因的表达。拟南芥基因*SEN1*受衰老与氮磷钾营养元素诱导, 却能被3%的Glc和CTK抑制表达, 且受Glc和CTK的负反

馈调节。CTK信号通过诱导细胞转化酶和己糖转运蛋白相关基因的共同表达进而引发蔗糖分解成己糖, 从韧皮部卸载后输出到库, 从而形成一个“强源”, 共同抑制叶片衰老(Zwack和Rashotte 2013)。

### 6.3 糖信号与GA

GA是一类重要的植物激素, 调节植物的生长、种子萌发、开花等。Glc上调GA信号转导成员*RGL2* (repressor of GA1-3-like 2)与*ABI3*的表达, 从而抑制种子萌发。MYB类转录因子*GG1* (Glucose and GA signaling 1)受DELLA蛋白的调控, 与糖感受器HXK1形成核内复合体, 因此GG1同时参与GA和糖的信号转导, GA和高糖处理均会抑制*GG1*的表

达(邹明学等2012)。

IPA1通过GA和WRKY途径干扰淀粉代谢, 而对种子萌发和早期幼苗生长产生负面影响。水稻IPA1可以直接激活*OsWRKY51*和*OsWRKY71*的表达, 从而干扰GA诱导的转录因子OsGAMYB的结合亲和力, 最终抑制 $\alpha$ -淀粉酶基因的表达(He等2021)。GA<sub>3</sub>下调葡萄*HXK1*、*HXK2*和*SUS*基因表达, 而外源Glc上调这3个基因转录, 因此GA拮抗Glc的效果可能通过HXK1的磷酸化途径实现(Zhang等2014)。

糖与GA共同调控花粉育性。研究表明, 拟南芥AtSWEET13与AtSWEET14同时转运Suc与GA; 与野生型相比, *atsweet13*和*atsweet14*突变体花粉活力降低, 果荚中的种子数量减少, 施加GA<sub>3</sub>可以恢复*atsweet13*与*atsweet14*的育性。其中, *SWEET13*<sup>N76Q</sup>突变体会使GA<sub>3</sub>活性高出7倍, *SWEET13*<sup>S142N</sup>突变体仅转运Suc; 利用*atsweet13;14*双突变体分别得到*SWEET13*<sup>N76Q</sup>与*SWEET13*<sup>S142N</sup>的回补系, 结果显示回补*SWEET13*<sup>S142N</sup>使*atsweet13;14*的花粉活力与萌发能力得到恢复, 这说明Suc是SWEET13参与花粉活力调控的相关底物。但是GA的运输是维持花粉活力必不可少的, 因此, 补充GA来对抗雄性不育可能是通过刺激雄性不育突变体的蔗糖供应来间接起作用的(Isoda等2022)。

#### 6.4 糖信号与ABA

ABA作为一类调控植物胁迫响应的主要激素, 通常被认为负调控植物生长发育、代谢等相关过程, 参与种子休眠和萌发、细胞分裂和伸长、气孔关闭和果实脱落等生长发育过程的调控(Shimizu等2021)。ABA与糖信号之间存在着十分复杂的信号转导机制, 从而进一步影响植物的各种生理过程(Chen等2021)。

植物通过ABA相关信号途径响应糖信号。高水平的外源Glc会抑制ABA的降解, 积累ABA, 进而导致种子萌发延迟和幼苗发育受抑制(Zhu等2009)。高浓度Glc处理下, AtPIF4通过ABI5抑制种子萌发, 而AtPAP1与ABI5启动子结合, AtPAP1与AtPIF4相互拮抗从而促进种子的萌发(Li等2021)。ABI4 (ABA insensitive 4)除了激活自身转录, 还在糖信号转导过程中通过CE1顺式元件(CACCG或CCAC基序)正向转录激活ABI5与SBE2.2 (starch branching enzyme

2.2), 参与淀粉代谢(Bossi等2009)。Glc和ABA互作调节主根生长, Glc诱导ABI5的表达, 缩短主根分生区长度来抑制拟南芥幼苗主根生长; Glc上调拟南芥ABA合成基因(*ABA1*、*AAO3*、*ABA3*)、ABA信号与响应基因(*ABI3*、*ABI4*、*ABI5*)表达, 下调代谢分解基因(*CY707A2*、*CY707A4*)表达, 说明外源Glc的效果依赖于内源ABA水平(Yuan等2014)。

一些基因受糖和ABA共同调控。水稻AGPase活性和淀粉含量相关基因的表达受Suc与ABA协同调控。拟南芥ABA相关突变体, 如*gin1* (*aba2*)、*gin5* (*aba3*)和*sun6* (*abi4*)等, 对Suc不敏感(Lu等2015)。*rsr1-1*突变体是*RSR1/ESP1*基因提前引入终止密码子, 导致早花, 对ABA的敏感性降低, 其己糖激酶依赖和Glc磷酸化不依赖的信号转导水平均下降(Funck等2012)。T-DNA插入突变体*gsm3*对Glc和ABA的敏感性提高, 活性氧(ROS)水平增加(Qian等2020)。此外, ABA处理会促使糖转运蛋白SWEET11和SWEET12磷酸化, 从而增加植物的根冠比(Chen等2021)。定位于细胞核的果糖-6-焦磷酸酶(fructose-6-pyrophosphatase)是一个Fru感受器, 同时参与ABA信号转导(Cho和Yoo 2011)。

#### 6.5 糖信号与ETH

葡萄糖信号和ETH信号相互作用。拟南芥*gin*突变体对Glc不敏感, 但对ETH敏感。其中*gin1*和*gin4*在萌发后发育过程中表现出相似的Glc不敏感表型。ETH不敏感突变体(*etr1*、*ein2*、*ein3*和*ein6*)对Glc过敏感。转录因子EIN3是ETH的重要信号转导成员, Glc通过HXK1促进EIN3的降解。MAPKK激酶Yoda (YDA)和EIN3参与糖代谢过程, 调节胚细胞伸长, 从而调节种子质量(Yanagisawa等2003)。

蔗糖调控植物ETH的含量或信号转导。1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, ACS)是ETH合成的关键酶。施用Suc会抑制切花ACS活性, 延迟ETH的生成, 延长切花观赏期。在黑暗条件下, Suc通过F-box蛋白ZEITLUPE影响ETH信号的负调控因子CTR1的蛋白水平, 来稳定GIGANTEA (GI)蛋白, 维持正常的生物钟周期(Haydon等2017)。

#### 6.6 糖信号与BR

糖和BR之间既存在协同也存在拮抗, 共同调

控细胞伸长。糖通过激活BR信号通路调控下胚轴的伸长。在黑暗条件下,糖正向调控BR激活的转录因子*BRZ1*的转录及BZR1蛋白的稳定性,促进拟南芥幼苗下胚轴的伸长,且此过程受H XK1的调控(Zhang等2015)。Suc通过TOR-S6K2途径诱导BIN2降解,导致BZR1积累并增加纤维素合成,促进暗形态建成(Sheng等2021)。在光照条件下,蔗糖的增加减弱了BR诱导的GSK3-like糖源激酶BIN2对BZR1蛋白的磷酸化,抑制拟南芥幼苗下胚轴的伸长,且这种糖效应不依赖于H XK1和TOR(Zhang等2021)。

糖与BR共同影响植物糖类衍生物的合成。糖类和TOR促进 $\beta$ -amylase1(BAM1)的积累,降解保卫细胞中的淀粉,而BR和BZR1(brassinazole-resistant 1)在糖诱导BAM1表达中起关键作用(Han等2022)。另一方面,BR合成基因*DWARF*(*DWF*)正向调控淀粉合成酶基因的表达,如颗粒结合淀粉合成酶(granule bound starch synthase, GBSS)、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶、淀粉合成酶3/4(SS3/4)、异淀粉酶(isoamylases 1, ISA1)、胞质磷酸葡萄糖变位酶(plastidial phosphoglucomutase, PGM)基因等,从而增加淀粉的合成与积累(Liu等2022)。

### 6.7 糖信号与SL

SL是一种新型的植物激素,在调节植物分枝、侧根形成、根毛生长以及营养方面起重要作用,而糖调节SL的合成和代谢等过程。

糖与SL共同参与调控植物枝条分蘖。外源蔗糖下调现代月季(*Rosa hybrida*) SL合成基因*MAX2*(more axillary growth 2)并抑制侧芽生长基因*Rh-BRC1*的表达(Barbier等2015)。拟南芥*h x k1*突变体中CTK水平下降,*MAX2*表达水平增加,促进SL相关的信号转导,抑制侧枝分蘖;而外加CTK和降低内源SL水平恢复*h x k1*突变体分枝表型(Wang等2020)。生长素通过CTK和SL途径抑制玫瑰和豌豆侧芽生长,而蔗糖减少SL对侧芽生长的抑制作用,其中*rms3*突变体受Suc供应减少的影响较小,且蔗糖抑制侧芽对SL的反应很大程度不依赖内源CTK的水平(Bertheloot等2020)。糖抑制水稻昼夜时钟基因*OsCCA1*在根和分蘖中的表达,促进侧根与分蘖的发生;而*OsCCA1*调节SL途径的相关基因*TB1*(teosinte branched1)、*D14*(dwarf14),抑制分蘖的发生

(Wang等2020)。

糖与SL在延缓植物衰老过程中存在拮抗作用。SL会加速黑暗条件下竹子叶片衰老,激发细胞死亡,而糖处理抑制SL诱导的叶片衰老和细胞死亡(Tian等2018)。SL类似物GR24处理降低水稻SL合成突变体*d10*的叶片叶绿素含量,而糖处理在黑暗条件下会通过抑制氧化过程,如降低抗氧化酶基因的表达水平,减缓SL所导致的叶绿素含量降低,从而延迟叶片的黄化衰老过程(Takahashi等2021)。

糖与SL相互作用调节植物幼苗的形态建成。SL相关突变体*max1*与*max2*在施加低浓度葡萄糖的条件下,与野生型相比表现出糖敏感性降低,幼苗期的形态建成状况优于野生型,但对高糖的敏感性与野生型保持一致(Li等2016)。

图3总结了糖信号和植物激素相互作用调控植物生长发育的网络。

## 7 展望

植物体内存在复杂的糖信号转导系统,糖在转录和转录后水平调节基因的表达,从而调控植物的生长、发育和相关代谢等过程。目前针对糖相关基因(蛋白)的研究系统性和全面性不足。除Suc、Glc和Fru外,对其他糖类的信号感受和转导的研究较少。今后分子生物学和遗传学研究技术应更为广泛地应用到探索糖的信号转导机制,深入揭示不同糖信号转导与调控基因表达之间的联系,解析不同植物间是否存在相同的糖信号转导途径。非编码RNA、DNA修饰(DNA甲基化)、RNA修饰以及蛋白质修饰(如磷酸化、泛素化、乙酰化等)如何调节和响应糖信号应该成为今后关注的焦点。

今后应重点研究植物如何整合环境信号和内部激素,来协调糖代谢和信号转导,以适应和应答环境。正向遗传学的研究已帮助我们鉴定出很多糖相关的突变体,今后可运用反向遗传学的研究手段,包括强有力的基因编辑技术创制多重突变体,以及单细胞测序和各种糖类的定位示踪技术来开展研究;在表观遗传学的层面,还可以开展工作揭示植物如何在DNA和组蛋白修饰方面应答糖信号。植物如何整合糖信号、环境因子、内源激素信号,以及糖信号如何进入细胞核、线粒体和叶

绿体,也是今后研究的重点,特别是农作物中的糖信号转导研究应该引起重视。

### 参考文献(References)

- Azoulay-Shemer T, Schwankl N, Rog I, et al (2018). Starch biosynthesis by AGPase, but not starch degradation by BAM1/3 and SEX1, is rate-limiting for CO<sub>2</sub>-regulated stomatal movements under short-day conditions. *FEBS Lett*, 592 (16): 2739–2759
- Barbier F, Péron T, Lecerf M, et al (2015). Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *J Exp Bot*, 66 (9): 2569–2582
- Bertheloot J, Barbier F, Boudon F, et al (2020). Sugar availability suppresses the auxin-induced strigolactone pathway to promote bud outgrowth. *New Phytol*, 225 (2): 866–879
- Bossi F, Cordoba E, Dupré P, et al (2009). The *Arabidopsis* ABA-INSENSITIVE (ABI) 4 factor acts as a central transcription activator of the expression of its own gene, and for the induction of *ABI5* and *SBE2.2* genes during sugar signaling. *Plant J*, 59 (3): 359–374
- Chen Q, Zhang J, Li G (2021). Dynamic epigenetic modifications in plant sugar signal transduction. *Trends Plant Sci*, 27 (4): 379–390
- Chen X, Yao Q, Gao X, et al (2016). Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition. *Curr Biol*, 26 (5): 640–646
- Chiang YH, Zubo YO, Tapken W, et al (2012). Functional characterization of the GATA transcription factors GNC and CGA1 reveals their key role in chloroplast development, growth, and division in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 160 (1): 332–348
- Cho YH, Yoo SD (2011). Signaling role of fructose mediated by *FINS1/FBP* in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Genet*, 7 (1): e1001263
- Chung MS, Lee S, Min JH, et al (2016). Regulation of *Arabidopsis thaliana* plasma membrane glucose-responsive regulator (*AtPGR*) expression by *A. thaliana* storekeeper-like transcription factor, *AtSTKL*, modulates glucose response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 104: 155–164
- Confraria A, Martinho C, Elias A, et al (2013). miRNAs mediate SnRK1-dependent energy signaling in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 4: 197
- Cui H, Hao Y, Kong D (2012). SCARECROW has a SHORT-ROOT-independent role in modulating the sugar response. *Plant Physiol*, 158 (4): 1769–1778
- de Rooij PGH, Perrella G, Kaiserli E, et al (2020). The diverse and unanticipated roles of histone deacetylase 9 in coordinating plant development and environmental acclimation. *J Exp Bot*, 71 (20): 6211–6225
- Des Marais DL, Skillern WD, Juenger TE (2015). Deeply diverged alleles in the *Arabidopsis* AREB1 transcription factor drive genome-wide differences in transcriptional response to the environment. *Mol Biol Evol*, 32 (4): 956–969
- Duarte GT, Maticelli CC, Pant BD, et al (2013). Involvement of microRNA-related regulatory pathways in the glucose-mediated control of *Arabidopsis* early seedling development. *J Exp Bot*, 64 (14): 4301–4312
- Esparza-Reynoso S, Ruíz-Herrera LF, Pelagio-Flores R, et al (2021). *Trichoderma atroviride*-emitted volatiles improve growth of *Arabidopsis* seedlings through modulation of sucrose transport and metabolism. *Plant Cell Environ*, 44 (6): 1961–1976
- Feng CZ, Chen Y, Wang C, et al (2014). *Arabidopsis* *RAV1* transcription factor, phosphorylated by SnRK2 kinases, regulates the expression of *ABI3*, *ABI4*, and *ABI5* during seed germination and early seedling development. *Plant J*, 80 (4): 654–668
- Fettke J, Fernie AR (2015). Intracellular and cell-to-apoplast compartmentation of carbohydrate metabolism. *Trends Plant Sci*, 20 (8): 490–497
- Fichtner F, Barbier FF, Annunziata MG, et al (2021). Regulation of shoot branching in *Arabidopsis* by trehalose 6-phosphate. *New Phytol*, 229 (4): 2135–2151
- Fukumoto T, Kano A, Ohtani K, et al (2013). Phosphorylation of D-allose by hexokinase involved in regulation of *OsABF1* expression for growth inhibition in *Oryza sativa* L. *Planta*, 237 (5): 1379–1391
- Funck D, Clauß K, Frommer WB, et al (2012). The *Arabidopsis* CstF64-Like RSR1/ESP1 protein participates in glucose signaling and flowering time control. *Front Plant Sci*, 3: 80
- Gaddam SR, Bhatia C, Sharma A, et al (2021). *miR775* integrates light, sucrose and auxin associated pathways to regulate root growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci*, 313: 111073
- Geiger D (2020). Plant glucose transporter structure and function. *Pflügers Arch Eur J Phy*, 472 (9): 1111–1128
- Gujjar RS, Roytrakul S, Chuekong W, et al (2021). A synthetic cytokinin influences the accumulation of leaf soluble sugars and sugar transporters, and enhances the drought adaptability in rice. *3 Biotech*, 11 (8): 369
- Guo J, Wei L, Chen SS, et al (2021). The CBP/p300 histone acetyltransferases function as plant-specific media TOR subunits in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 63 (4): 755–771

- Han C, Hua W, Li J, et al (2022). TOR promotes guard cell starch degradation by regulating the activity of  $\beta$ -AMY-LASE1 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 34 (3): 1038–1053
- Hanson J, Johannesson H, Engström P (2001). Sugar-dependent alterations in cotyledon and leaf development in transgenic plants expressing the HDZhdip gene *ATHB13*. *Plant Mol Biol*, 45 (3): 247–262
- Haydon MJ, Mielczarek O, Frank A, et al (2017). Sucrose and ethylene signaling interact to modulate the circadian clock. *Plant Physiol*, 175 (2): 947–958
- He Y, Zhu M, Li Z, et al (2021). *IPA1* negatively regulates early rice seedling development by interfering with starch metabolism via the GA and *WRKY* pathways. *Int J Mol Sci*, 22 (12): 6605
- Huh SU, Lee SB, Kim HH, et al (2012). ATAF2, a NAC transcription factor, binds to the promoter and regulates *NIT2* gene expression involved in auxin biosynthesis. *Mol Cells*, 34 (3): 305–313
- Hwang G, Kim S, Cho JY, et al (2019). Trehalose-6-phosphate signaling regulates thermoresponsive hypocotyl growth in *Arabidopsis thaliana*. *EMBO Rep*, 20 (10): e47828
- Isoda R, Palmai Z, Yoshinari A, et al (2022). SWEET13 transport of sucrose, but not gibberellin, restores male fertility in *Arabidopsis sweet13;14*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 119 (42): e2207558119
- Jeong CY, Kim JH, Lee WJ, et al (2018). AtMYB56 regulates anthocyanin levels via the modulation of *AtGPT2* expression in response to sucrose in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 41 (4): 351–361
- Kang SG, Price J, Lin PC, et al (2010). The *Arabidopsis bZIP1* transcription factor is involved in sugar signaling, protein networking, and DNA binding. *Mol Plant*, 3 (2): 361–373
- Kong D, Hao Y, Cui H (2016). The WUSCHEL related homeobox protein WOX7 regulates the sugar response of lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 9 (2): 261–270
- Krasensky J, Broyart C, Rabanal FA, et al (2014). The redox-sensitive chloroplast trehalose-6-phosphate phosphatase AtTPPD regulates salt stress tolerance. *Antioxid Redox Signal*, 21 (9): 1289–1304
- Kushwah S, Laxmi A (2017). The interaction between glucose and cytokinin signaling in controlling *Arabidopsis thaliana* seedling root growth and development. *Plant Signal Behav*, 12 (5): e1312241
- Li GD, Pan LN, Jiang K, et al (2016). Strigolactones are involved in sugar signaling to modulate early seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Biotechnol*, 33 (2): 87–97
- Li P, Wang L, Liu H, et al (2022). Impaired *SWEET*-mediated sugar transportation impacts starch metabolism in developing rice seeds. *Crop J*, 10 (1): 98–108
- Li P, Wind JJ, Shi X, et al (2011). Fructose sensitivity is suppressed in *Arabidopsis* by the transcription factor *ANAC089* lacking the membrane-bound domain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (8): 3436–3441
- Li X, Lu S, Yang Y, et al (2021). The BHLH transcriptional factor PIF4 competes with the R2R3-MYB transcriptional factor *MYB75* to fine-tune seeds germination under high glucose stress. *Phyton*, 90 (5): 1387–1400
- Li Y, Li LL, Fan RC, et al (2012). *Arabidopsis* sucrose transporter SUT4 interacts with cytochrome *b5-2* to regulate seed germination in response to sucrose and glucose. *Mol Plant*, 5 (5): 1029–1041
- Li Y, Mukherjee I, Thum KE, et al (2015). The histone methyltransferase SDG8 mediates the epigenetic modification of light and carbon responsive genes in plants. *Genome Biol*, 16 (1): 79
- Li Y, Van den Ende W, Rolland F (2014). Sucrose induction of anthocyanin biosynthesis is mediated by DELLA. *Mol Plant*, 7 (3): 570–572
- Lin Y, Zhang J, Gao W, et al (2017). Exogenous trehalose improves growth under limiting nitrogen through upregulation of nitrogen metabolism. *BMC Plant Biol*, 17 (1): 247
- Liu PP, Montgomery TA, Fahlgren N, et al (2007). Repression of *AUXIN RESPONSE FACTOR10* by microRNA160 is critical for seed germination and post-germination stages. *Plant J*, 52: 133–146
- Liu S, Long J, Zhang L, et al (2022). *Arabidopsis* sucrose transporter 4 (AtSUC4) is involved in high sucrose-mediated inhibition of root elongation. *Biotechnol Bioequip*, 36 (1): 561–574
- Liu Y, Qi Z, Wei J, et al (2022). Brassinosteroids promote starch synthesis and the implication in low-light stress tolerance in *Solanum lycopersicum*. *Environ Exp Bot*, 201: 104990
- Liu Y, Wang J, Yin H, et al (2018). Trithorax-group protein ATX5 mediates the glucose response via impacting the HY1-ABI4 signaling module. *Plant Mol Biol*, 98 (6): 495–506
- Lu Y, Sasaki Y, Li X, et al (2015). ABI1 regulates carbon/nitrogen-nutrient signal transduction independent of ABA biosynthesis and canonical ABA signalling pathway. *J Exp Bot*, 66 (9): 2763–2771
- Meng LS, Wei ZQ, Cao XY, et al (2020). Cytosolic invertase-mediated root growth is feedback regulated by a glucose-dependent signaling loop. *Plant Physiol*, 184 (2): 895–908
- Min JH, Park CR, Jang YH, et al (2019). A basic he-

- lix-loop-helix 104 (bHLH104) protein functions as a transcriptional repressor for glucose and abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 136: 34–42
- Mishra BS, Sharma M, Laxmi A (2022). Role of sugar and auxin crosstalk in plant growth and development. *Physiol Plant*, 174 (1): e13546
- Nicolai M, Roncato MA, Canoy AS, et al (2006). Large-scale analysis of mRNA translation states during sucrose starvation in *Arabidopsis* cells identifies cell proliferation and chromatin structure as targets of translational control. *Plant Physiol*, 141 (2): 663–673
- Pandey GK, Grant JJ, Cheong YH, et al (2005). ABR1, an APETALA2-domain transcription factor that functions as a repressor of ABA response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 139 (3): 1185–1193
- Paul MJ, Primavesi LF, Jhurrea D, et al (2008). Trehalose metabolism and signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 59 (1): 417–441
- Pedrotti L, Weiste C, Nägele T, et al (2008). Snf1-RELATED KINASE1-controlled C/S<sub>1</sub>-bZIP signaling activates alternative mitochondrial metabolic pathways to ensure plant survival in extended darkness. *Plant Cell*, 30 (2): 495–509
- Pommerrenig B, Ludewig F, Cvetkovic J, et al (2018). In concert: Orchestrated changes in carbohydrate homeostasis are critical for plant abiotic stress tolerance. *Plant Cell Physiol*, 59 (7): 1290–1299
- Qian J, Sun T, Yan J, et al (2020). *Arabidopsis* glucose-sensitive mutant 3 affects ABA biosynthesis and sensitivity during early seedling development. *Plant Physiol Biochem*, 156: 20–29
- Rahmani F, Hummel M, Schuurmans J, et al (2009). Sucrose control of translation mediated by an upstream open reading frame-encoded peptide. *Plant Physiol*, 150 (3): 1356–1367
- Ramon M, Rolland F, Sheen J (2008). Sugar sensing and signaling. *Arabidopsis Book*, 2008: e0117
- Retzer K, Weckwerth W (2021). The TOR–auxin connection upstream of root hair growth. *Plants*, 10 (1): 150
- Sanagi M, Lu Y, Aoyama S, et al (2018). Sugar-responsive transcription factor bZIP3 affects leaf shape in *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnol*, 35 (2): 167–170
- Sheng H, Zhang S, Wei Y, et al (2021). Exogenous application of low-concentration sugar enhances brassinosteroid signaling for skotomorphogenesis by promoting BIN2 degradation. *Int J Mol Sci*, 22 (24): 13588
- Shimizu T, Kanno Y, Suzuki H, et al (2021). *Arabidopsis* NPF4.6 and NPF5.1 control leaf stomatal aperture by regulating abscisic acid transport. *Genes*, 12 (6): 885
- Takahashi I, Jiang K, Asami T (2021). Counteractive effects of sugar and strigolactone on leaf senescence of rice in darkness. *Agronomy*, 11 (6): 1044
- Tauzin AS, Giardina T (2014). Sucrose and invertases, a part of the plant defense response to the biotic stresses. *Front Plant Sci*, 5: 293
- Tian MQ, Jiang K, Takahashi I, et al (2018). Strigolactone-induced senescence of a bamboo leaf in the dark is alleviated by exogenous sugar. *J Pestic Sci*, 43 (3): 173–179
- Urano D, Phan N, Jones JC, et al (2012). Endocytosis of the seven-transmembrane RGS1 protein activates G-protein-coupled signalling in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 14 (10): 1079–1088
- Valifard M, Le Hir R, Müller J, et al (2021). Vacuolar fructose transporter SWEET17 is critical for root development and drought tolerance. *Plant Physiol*, 187 (4): 2716–2730
- Viana AJC, Mantioli CC, Newman DW, et al (2021). The sugar-responsive circadian clock regulator bZIP63 modulates plant growth. *New Phytol*, 231 (5): 1875–1889
- Wang F, Han T, Song Q, et al (2020). The Rice circadian clock regulates tiller growth and panicle development through strigolactone signaling and sugar sensing. *Plant Cell*, 32 (10): 3124–3138
- Wiese A, Elzinga N, Wobbes B, et al (2004). A conserved upstream open reading frame mediates sucrose-induced repression of translation. *Plant Cell*, 16 (7): 1717–1729
- Wu D, Cai Y, Jin J (2017). Potential coordination role between O-GlcNAcylation and epigenetics. *Protein Cell*, 8: 713–723
- Wu Y, Lee SK, Yoo Y, et al (2018). Rice transcription factor *OsDOF11* modulates sugar transport by promoting expression of *Sucrose Transporter* and *SWEET* genes. *Mol Plant*, 11 (6): 833–845
- Xiong Y, McCormack M, Li L, et al (2013). Glucose–TOR signalling reprograms the transcriptome and activates meristems. *Nature*, 496 (7444): 181–186
- Xu Q, Yin S, Ma Y, et al (2020). Carbon export from leaves is controlled via ubiquitination and phosphorylation of sucrose transporter SUC2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117 (11): 6223–6230
- Yanagisawa S, Yoo SD, Sheen J (2003). Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signalling in plants. *Nature*, 425 (6957): 521–525
- Yu B, Wang Y, Zhou H, et al (2020). Genome-wide binding analysis reveals that ANAC060 directly represses sugar-induced transcription of *ABI5* in *Arabidopsis*. *Plant J*, 103 (3): 965–979
- Yuan TT, Xu HH, Zhang KX, et al (2014). Glucose inhibits root meristem growth via *ABA INSENSITIVE 5*, which represses PIN1 accumulation and auxin activity in *Arabi-*

- dopsis*. Plant Cell Environ, 37 (6): 1338–1350
- Yuan X, Xu P, Yu Y, et al (2020). Glucose-TOR signaling regulates PIN2 stability to orchestrate auxin gradient and cell expansion in *Arabidopsis* root. Proc Natl Acad Sci USA, 117 (51): 32223–32225
- Zhai Z, Keereetaweep J, Liu H, et al (2018). Trehalose 6-phosphate positively regulates fatty acid synthesis by stabilizing WRINKLED1. Plant Cell, 30 (10): 2616–2627
- Zhang Y, Zhen L, Tan X, et al (2014). The involvement of hexokinase in the coordinated regulation of glucose and gibberellin on cell wall invertase and sucrose synthesis in grape berry. Mol Biol Rep, 41 (12): 7899–7910
- Zhang Z, Li J, Li F, et al (2017). OsMAPK3 phosphorylates OsBHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate *OsTPP1* and enhances rice chilling tolerance. Dev Cell, 43 (6): 731–743
- Zhang Z, Sun Y, Jiang X, et al (2021). Sugar inhibits brassinosteroid signaling by enhancing BIN2 phosphorylation of BZR1. PLOS Genet, 17 (5): e1009540
- Zheng X, Li Q, Liu D, et al (2015). Promoter analysis of the sweet potato ADP-glucose pyrophosphorylase gene *IbAGP1* in *Nicotiana tabacum*. Plant Cell Rep, 34 (11): 1873–1884
- Zhong Y, Xie J, Wen S, et al (2020). TPST is involved in fructose regulation of primary root growth in *Arabidopsis thaliana*. Plant Mol Biol, 103 (4–5): 511–525
- Zou MX, Shen YH, Chen YH (2012). Transcription factor GGS1 plays roles in GA and sugar signaling pathways. Chin J Biochem Mol Biol, 28 (12): 1147–1154 (in Chinese) [邹明学, 申宇欢, 陈艳红(2012). 转录因子GGS1参与赤霉素和糖信号调控. 中国生物化学与分子生物学报, 28 (12): 1147–1154]
- Zwack PJ, Rashotte AM (2013). Cytokinin inhibition of leaf senescence. Plant Signal Behav, 8 (7): e24737